Institut royal des Sciences naturelles de Belgique

BULLETIN

Tome XXVIII, n° 51.
Bruxelles, septembre 1952.

Koninklijk Belgisch Instituut voor Natuurwetenschappen

MEDEDELINGEN

Deel XXVIII, nr 51.
Brussel, September 1952.

ZOOGÉOGRAPHIE ET CONVERGENCE,

par Emile Janssens (Bruxelles).

Il n'y a pas bien longtemps que paraissait dans ce Bulletin (1) un fascicule où j'exprimais ma méfiance envers certaines tendances de la zoogéographie dite historique. Je m'y élevais contre les vues de l'esprit qui installent dans cette discipline des postulats contestables, et un automatisme pseudo-scientifique dans les méthodes d'investigation. Il me paraissait même que les problèmes posés par la zoogéographie historique étaient souvent, en un sens, de faux problèmes, destinés à s'évanouir avec les constructions qui les ont fait surgir.

Cet article a suscité des réactions diverses, favorables et défavorables ; je ne saurais m'en étonner. J'avais donné à ma critique un ton polémique qui devait attirer l'attention sur ce que j'avais à dire. Ce but a été atteint, et je puis à présent espérer que ma seconde démarche sera reçue avec quelque curiosité.

La première avait consisté surtout à montrer ce qu'il ne fallait pas faire, et dans quelles impasses on risquait de tomber en prétendant déterminer les centres de dispersion et les zones de migration d'espèces actuelles. Je m'étais servi de la répartition des Coléoptères *Paussidæ* pour étayer ma critique.

Il convient présentement de suggérer une façon de s'expliquer positivement les répartitions actuelles d'espèces à la surface

(1) 1950, *Classification et Zoogéographie.* (Bulletin de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, t. XXVI, n° 51.)

du globe. Cette fois, je ne me limiterai pas à une famille d'insectes : j'en considérerai deux, mais l'essentiel de ce que j'ai à dire me sera fourni par les *Leptogastrinæ,* qui sont une sous-famille de Diptères *Asilidæ*.

*
* *

Il n'est pas question de prétendre que les espèces animales soient condamnées par la nature à un sédentarisme absolu auquel l'intervention humaine serait seule capable de les soustraire. Il est bien évident que des migrations ont dû transformer la géographie animale au cours de l'évolution. Mais quand on rencontre des espèces dont la répartition engendre la perplexité, il ne convient pas de se demander immédiatement (et exclusivement) : « D'où viennent-elles? » Il est préférable de se poser d'autres questions, par exemple : « Pourquoi sont-elles là ? » Ou en tout cas des questions liées modestement à l'espèce qui nous intrigue et à l'endroit que nous lui voyons occuper.

Est-il interdit de penser que l'évolution des espèces subit des inflexions dont le nombre et l'intensité, qui nous paraissent si fantaisistes, demeurent finis et empruntent en dernière analyse certaines directions que l'on pourrait entrevoir ? Les systématiciens ont généralement une disposition hostile envers les phénomènes de convergence. Cela n'empêche pas ces derniers d'être bien intéressants, et ils peuvent fournir un cadre d'explications non négligeable : certains types structuraux, mis dans certaines conditions de milieu, pourraient obéir à des impulsions commensurables qui justifieraient, dans des endroits extrêmement éloignés l'un de l'autre, la présence de formes étrangement identiques ou un foisonnement aussi riche que discontinu.

On dirait qu'il existe dans le monde des « terres d'élection », où il semble que certaines formes ressentent une sorte d'enthousiasme évolutif qui les amène à une exubérance proche de l'hypertélie. Peut-être y a-t-il dans le jaillissement vital de ces groupes un élément qui doit être lié en quelque manière aux conditions qui leur sont faites par la géographie. J'ai montré que les *Paussidæ* manifestent pareille exubérance structurale en Afrique centrale et dans la zone indo-malaise. Voyons ce que les *Leptogastrinæ* ont à nous révéler à cet égard.

*
* *

A première vue, ces Diptères sont peu propres à éveiller l'intérêt du zoogéographe. Ils sont signalés pour ainsi dire dans le monde entier : il n'est pas une zone, dans le système de Wallace, qui n'en soit abondamment garnie.

A ce cosmopolitisme de la tribu vient s'ajouter une remarquable uniformité dans l'habitus. Quand on examine l'ensemble de ce groupe, on s'aperçoit que les espèces néotropicales ne diffèrent pas sensiblement des australiennes ou des paléarctiques, pas plus que des éthiopiennes ou des orientales. Le genre *Leptogaster* Meigen, qui a servi à fonder la sous-famille et qui contient l'immense majorité des espèces, témoigne partout d'une constante fidélité au type *L. cylindrica* Degeer (fig. 1) que l'on trouve communément chez nous. Voyons en quoi consistent les traits essentiels de cette structure.



Fig. 1. — *Leptogaster cylindrica* De Geer, d'après Engel (× 8).

Les *Asilidæ* sont des Diptères prédateurs ; ils ont des pièces buccales transformées en lance offensive qui leur sert à embrocher en plein vol des proies appartenant à tous les groupes d'insectes. Ils sont aidés à cette fin par un vol puissant, des pattes hérissées de fortes soies, une taille qui dépasse souvent la moyenne et un habitus généralement robuste. D. Melin (2), qui a étudié à fond la biologie de ces insectes, a attiré l'attention sur certains traits de leur stratégie. La plupart d'entre eux prennent leur essor par une brusque détente de tout le corps reposant en souplesse sur leurs pattes ; celles-ci sont

(2) 1923, *Contribution to the knowledge of the biology, metamorphoses and distribution of the Swedish Asilids.* (Uppsala).

souvent infléchies de façon que le corps penche soit à gauche, soit à droite, et il est vraisemblable que cette inflexion préliminaire est déterminée par la situation de l'objectif à atteindre. Cette disposition suppose chez ces fins voiliers une adaptation au tremplin, au substrat nécessaire à leur détente. Aussi les *Asilidæ* ont-ils le plus souvent l'extrémité de leurs fortes pattes pourvues non seulement de griffes solides, mais encore de coussinets (pulvilli), comme il sied à des insectes pour qui le substrat revêt quelque importance.

Or, que voyons-nous chez les *Leptogastrinæ* ? Tout d'abord, ils ne donnent pas du tout cette impression de robustesse hirsute qui apparaît comme une caractéristique des *Asilidæ*. Sans doute, leurs pièces buccales sont identiques à celles des autres représentants de la famille. Sans doute vivent-ils aussi de proies embrochées en plein vol. Mais leur allure générale suggère beaucoup plus l'élégance que la puissance. Alors que les autres *Asilidæ* tiennent à la fois du fantassin et de l'avion de chasse, les *Leptogastrinæ* ont pris une allure tellement svelte qu'elle révèle une vie éminemment aérienne. La légèreté est le sens évident de cette évolution. Elle se caractérise par un allongement et un amincissement général des pattes (surtout postérieures) et de l'abdomen, et par une modification des ailes dans le même sens. Cet ensemble de tendances résulte en une convergence saisissante avec certains hyménoptères (*Ichneumonidæ, Ammophila*), mais surtout avec ce type d'Odonates qui nous est familier dans les genres *Agrion* et *Calopteryx*. La ressemblance avec ce dernier type est frappante par le rapport entre la tête, le thorax et l'abdomen, et aussi par le contour de l'aile qui diffère des ailes ordinaires d'*Asilidæ* par l'absence de l'alula, cette sorte d'écaille hyaline qui prolonge l'aile près de son insertion.

La structure « agrionine » de ces insectes s'impose encore davantage lorsqu'on les observe dans leur milieu : ils volent avec nonchalance, on dirait presque avec désinvolture, entre les herbes, les roseaux, les plantes basses. Le trait horizontal de leur corps « navigue » sans objectif apparent ; puis, tout à coup, ce trait se polarise et file comme une flèche sur la proie que l'observateur n'a point vue, et qu'il découvrira piquée sur la trompe du Diptère s'il se donne la peine de l'attraper. J'ai suivi plus d'une fois les évolutions de *Leptogaster cylindrica*. Jamais je ne l'ai vu prenant appui sur le sol ou sur un substrat, comme les autres *Asilidæ*. Sans doute le vol s'interrompt-il, ne serait-ce que pour dévorer la proie. Mais les

Leptogastrinæ ne se posent point : ils s'accrochent par les longues griffes recourbées qui terminent leurs pattes, souvent dans des poses acrobatiques et nonchalantes tout à la fois. On les trouve dans cette position pendant l'accouplement, pendant leur repas, au repos ; aussi n'ont-ils point de pulvilli.

Pourquoi tous ces détails ? Pour montrer combien cette sous-famille diffère des autres dans l'ensemble des *Asilidæ,* avec quelle importance s'affirme chez elle la cohérence du type structural et du genre de vie, avec quelle force se révèlent ici les tendances de la convergence, cette encombrante et incontestable convergence, qui agace les systématiciens et leur apparaît comme une sorte de mystification de mauvais goût dont il importe de montrer qu'on n'est pas dupe. Or, s'il ne s'agit pas d'en être dupe, il ne convient pas non plus de l'ignorer. Il faudrait bien plutôt voir si elle ne nous oblige pas à admettre que l'apparente anarchie chaotique des formes obéit en réalité à des directions en nombre limité dont la manifestation en des points fort éloignés sur la terre éveille en nous certaines perplexités. Ces perplexités seraient alors à traiter autrement qu'on ne le fait généralement.

*
* *

Nous avons dit plus haut que le type *Leptogaster* est cosmopolite. Autrement dit, si nous adoptons la façon de penser généralement recommandée, il nous faudrait rechercher d'où le genre est parti pour peupler toute la terre ; il nous faudrait retrouver son « centre de dispersion » ; ensuite, il nous faudrait tracer ses « routes de migration » en concassant chemin faisant l'un ou l'autre continent ou en envoyant l'une ou l'autre partie du monde en croisière wégenérienne. Or, c'est là ce que j'appelle de faux problèmes. Refuser de traiter ces faux problèmes, ce n'est pas refuser d'en traiter de véritables. Je me propose d'y venir, et même de montrer pourquoi les préoccupations auxquelles je viens de faire allusion doivent cesser de hanter les zoogéographes.

Revenons aux *Leptogastrinæ.*

Outre le genre *Leptogaster,* dont nous avons aperçu la spécialisation formelle et vitale, les régions intertropicales nous montrent, à côté de nombreuses espèces conformes au type, des spécialisations au second degré qui nous conduisent à instituer des genres propres à ces régions. Ces spécialisations localisées ne sont pas quelconques : elles affectent des carac-

tères qui étaient déjà présents dans le type cosmopolite, et portent essentiellement sur les pattes postérieures, les ailes, et, d'une manière générale, sur la taille.

Le développement considérable des pattes postérieures est vraisemblablement lié à une utilisation importante de ces organes, soit pour intervenir dans le maintien des proies, au même titre que les autres paires, soit pour servir à équilibrer l'insecte dans sa position suspendue quand il est au repos, soit à assurer d'une façon indépendante et souple cette suspension, en y ajoutant la possibilité d'une détente basculante, fort différente de la détente « stative » des autres *Asilidæ*. Ces longues pattes armées de griffes doivent jouer un rôle analogue à celui des longs bras et de la queue prenante des Singes arboricoles. Ayant un usage si varié, cet organe va prendre des aspects assez divers tout en conservant son allure particulière au groupe. Devant à la fois répondre d'une mission de force (propulsion) et de souplesse (suspension, maniabilité), on verra que la formule généralement adoptée se soucie d'équilibrer les deux exigences (fig. 1). Si quelques genres s'écartent de la formule d'équilibre, ce sera dans le sens d'une accentuation de caractères déjà sous-jacents dans le type commun. Il y aura quelques formes où la patte subit un allongement et un amincissement considérables ; il y en aura d'autres où le renflement du fémur ou du tibia, ou des deux, prendra des proportions athlétiques.



Fig. 2. — *Lasiocnemus* sp. (× 4).

Ce dernier cas est réalisé chez le genre *Lasiocnemus* Loew, localisé en Afrique centrale (3): On verra (fig. 2) que le fémur et le tibia postérieurs sont non seulement très renflés, mais qu'ils portent aussi une abondante pilosité, sur le rôle de laquelle je ne m'aventure point à formuler des hypothèses. Une chose est sûre, c'est que le développement de ce double caractère n'est pas à attendre dans une localité qui ne serait pas favorable au développement général de l'insecte. Le gonflement du fémur avec pilosité abondante est un trait qui apparaît déjà chez le genre *Euscelidia* Westwood (fig. 3) dont la structure, plus proche du type commun, est fréquente aussi en Afrique, mais on la rencontre à partir des régions méditerranéennes, ce qui n'est pas le cas pour *Lasiocnemus*.



Fig. 3. — *Euscelidia* sp. (× 3,5).

Tout se passe donc comme si une tendance à l'exagération d'un type structural se manifestait avec d'autant plus d'exubérance qu'on s'approche davantage de l'Afrique intertropicale.

On trouve aussi en Afrique centrale des *Leptogastrinæ* d'une taille colossale si on les mesure à la moyenne du type commun. Ces géants ont le double ou le triple des dimensions moyennes qu'on a coutume de rencontrer même en Afrique, et ce caractère de gigantisme s'accompagne de détails structuraux qui ont poussé Enderlein (4) à créer le genre *Ammophilomima* et

(3) Em. Janssens, 1952, *Révision du genre Lasiocnemus Loew.* (Bulletin de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, t. XXVIII, n° 24.)

(4) 1914, Wiener Ent. Zeit., XXXIII, p. 155.

Hermann (5) le genre *Lagynogaster*. Chez ces grands Diptères, l'abdomen est plus massif, la cellule anale est pétiolée et l'habitus rappelle plus les *Ichneumonidæ* ou les Ammophiles que les Odonates Isoptères (fig. 4). Parfois l' « ammophilisme » de l'abdomen s'accentue au point de le ramener en l'épaississant presque à la longueur des ailes, ce qui constitue une exception chez les *Leptogastrinæ*. Enfin, l'accroissement de la taille n'a aucun retentissement positif sur la forme des pattes postérieures: celles-ci ont tendance à simplifier leur structure, mais elles se terminent, comme les autres paires, par des griffes d'une puissance inusitée.

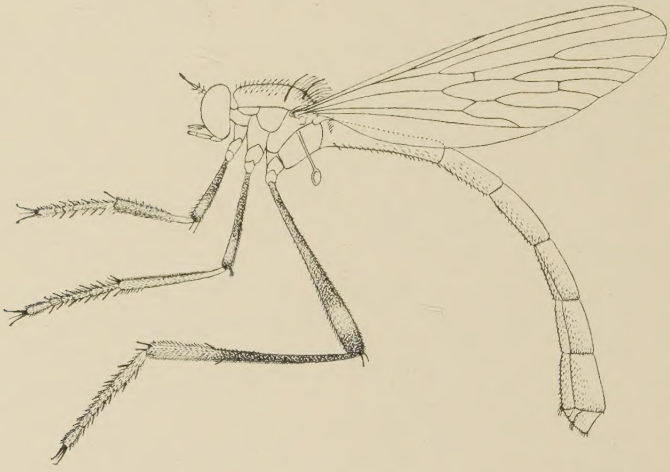


Fig. 4. — *Ammophilomima imitatrix* Enderlein (× 3).

Ce type gigantesque ne se rencontre pas seulement en Afrique centrale : on en trouve aussi dans la zone orientale de Wallace, où ces genres comptent plus d'espèces que dans la zone éthiopienne. Remarquons qu'on n'en trouve pas du tout dans les régions intermédiaires entre l'Afrique et l'Asie tropicale. Voilà donc, au sein de ce groupe très uniforme et cosmopolite, un exemple de singularité structurale se répétant dans deux zones discontinues mais présentant entre elles des similitudes de latitude, de température, d'humidité, de végétation.

(5) 1916, Archiv f. Naturgesch. LXXXII, 5.
Pour ma part, je crois avec Frey qu'il n'est pas du tout nécessaire de séparer ces deux genres.

Reprenons nos *Leptogastrinæ* d'Afrique centrale. Je viens de créer un nouveau genre que j'appellerai *Dolichoscius* (6). Son intérêt est grand, car il comble un vide dans la revue des plans d'évolution des *Leptogastrinæ*. A côté des *Euscelidia* aux gros fémurs velus et des *Lasiocnemus* qui présentent la même caractéristique aussi bien dans les tibias que dans les fémurs, voici des *Leptogastrinæ* qui allongent considérablement les pattes postérieures et portent aux tibias un véritable buisson de soies (fig. 5). C'est là une formule particulière qui montre une fois de plus que les pattes postérieures constituent un objectif d'élection pour le potentiel évolutif des *Leptogastrinæ*.



Fig. 5. — *Dolichoscius* sp. (× 5).

Que faudrait-il conclure de tout ceci ? Si nous en croyons une certaine tradition, le centre de dispersion des *Leptogastrinæ* devra se trouver en Afrique centrale. Les espèces orientales d'*Ammophilomima* et de *Lagynogaster* s'expliqueront par une Lémurie ou par une dérive, et tout sera bien ainsi.

(6) Deux espèces de ce genre m'ont été présentées : l'une sera décrite dans mon étude sur les *Leptogastrinæ* du Parc de l'Upemba ; l'autre, dans ma seconde contribution à la connaissance de la faune diptérologique de l'Urundi. Cette seconde espèce, dont j'ai eu connaissance pendant la composition du présent article, manifeste une véritable hypertélie du caractère que je signale ici, et l'on fera bien de se rapporter à la note que je publierai prochainement. J'y insérerai une figure des étonnants tibias plumeux de l'espèce de l'Urundi ; on verra qu'ils sont bien plus impressionnants que ceux de l'espèce de l'Upemba qui a servi de modèle à la figure 5.

Tout n'est pas dit, cependant. Il y a des régions tropicales ailleurs qu'en Afrique ou dans l'Insulinde. Voyons si les *Leptogastrinæ* néotropicaux se contentent d'adopter le plan typique, ou s'ils manifestent des poussées singulières comme en Afrique ou en Asie tropicale.

On voit que, comme partout, le type *Leptogaster* est de beaucoup le plus répandu. Mais ici aussi, de nouveaux genres ont dû être institués pour des formes affirmant des divergences qui affectent les organes caractéristiques.

Ecartons tout d'abord le genre *Psilonyx* Aldrich, qui a été créé pour des espèces ne possédant pas d'empodium entre les griffes. Or, ce caractère existe chez d'autres *Leptogastrinæ*, surtout chez *Euscelidia*. Je n'ai jamais vu de *Psilonyx*, mais j'ai la conviction, d'après les descriptions, que ce genre doit grouper les espèces néotropicales du genre *Euscelidia*. Les tendances évolutives de ce genre (voir plus haut) se manifesteraient ainsi dans les régions chaudes du Nouveau comme de l'Ancien Monde.

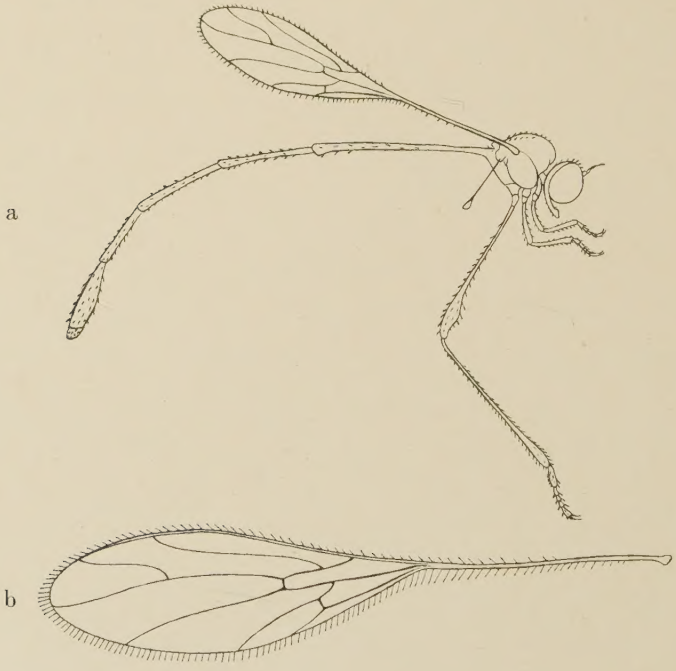


Fig. 6. — *Eurhabdus zephyreus* Aldrich, d'après Aldrich.
a (× 8); b (× 16).

Par contre, on voit apparaître au Brésil une direction qui n'est nullement représentée ailleurs. Le genre *Leptopteromyia* Williston possède une aile simplifiée : il lui manque une nervure, mais non pas n'importe quelle nervure. Nous avons vu que tous les *Leptogastrinæ* se distinguent parmi les *Asilidæ* par l'absence d'alula. Cette simplification, cette atténuation à partir de l'insertion s'accuse donc dans le cas de *Leptopteromyia* par un amincissement qui éclipse la nervure anale.

Mais il y a mieux : un autre genre américain, *Eurhabdus* Aldrich, accentue cette tendance jusqu'à ce que nous voyons dans la fig. 6 : l'aile est réduite à un nombre de nervures exceptionnellement bas, et toute la partie basale n'est plus qu'un pédoncule. Nous sommes ici en présence d'un point extrême d'évolution qui vaut bien ceux que nous constatons en Afrique par les modifications singulières dans la structure des pattes postérieures.

Remarquons en passant que les fémurs postérieurs d'*Eurhabdus* ne ressemblent à rien de ce que nous connaissons dans l'Ancien Monde. Le renflement n'a nullement cette allure en fuseau ou en navette, mais il occupe une position bien plus apicale et un axe plus restreint par rapport à l'ensemble du fémur. Cependant, l'habitus général reste fidèle, malgré son type singulier, au plan structural propre aux *Leptogastrinæ*.

*
* *

Que pouvons-nous conclure à présent, dans l'état actuel de nos connaissances touchant à cette sous-famille ? Eh bien, il convient tout d'abord d'être très prudent, car j'ai choisi un groupe assez peu étudié. Malgré le nombre relativement élevé d'espèces décrites, il est certain que l'on doit encore attendre du nouveau sur les *Leptogastrinæ* des régions tropicales. La mission G. F. de Witte au Parc National de l'Upemba en a ramené 23 espèces. Sur ce nombre, je publierai prochainement la description de 17 espèces nouvelles et d'un genre nouveau *(Dolichoscius)*. La zone orientale en recèle aussi une grosse réserve, ainsi qu'en témoigne le travail récent de Hsia (7).

(7) 1948, Sinica 19, pp. 23-56.

Il est permis cependant de présenter quelques réflexions sur ce que nous venons de voir, et une chose apparaît de toute façon incontestable : c'est que ces insectes, adaptés remarquablement à une manière de vivre très particulière :

1° se retrouvent partout, dans le monde entier, avec une unité de structure telle qu'il est très malaisé, voire impossible, de pratiquer des coupes subgénériques dans le genre *Leptogaster,* ce qui serait cependant fort désirable ;

2° que les régions intertropicales continentales, à quelque longitude que nous les considérions, ont toujours à nous montrer quelque forme où une énergie vitale surabondante a réalisé quelque modification évolutive importante, tout en admettant de coexister avec de nombreux représentants du type traditionnel ;

3° que ces modifications, malgré leur fantaisie apparente, portent sur des organes bien définis, et selon des directions dont on pourrait admettre qu'elles seraient prévisibles.

Comment, dès lors, ne pas croire qu'une nature généreuse comme celle des régions intertropicales, dont l'exubérance se manifeste, pour les esprits les moins informés, dans leur couverture végétale et le foisonnement des espèces, comment ne pas voir que les conditions mêmes d'une telle nature assurent au sein d'une sous-famille cosmopolite un potentiel de différenciation riche, mais toutefois limité ? Il n'est sans doute pas interdit, il est même indiqué de penser que ces conditions s'exerçant dans des régions très éloignées l'une de l'autre doivent créer des formes assez différentes d'une longitude à l'autre. C'est ce que nous voyons en effet.

Mais si ces poussées de singularisation s'exercent sur des formes déjà spécialisées, et si ces poussées elles-mêmes se limitent comme nous l'avons vu à quelques plans déjà prévisibles dans les types de stricte observance, il n'est pas non plus interdit de croire que la même modification puisse intervenir dans des zones discontinues. Ainsi s'expliquerait la présence, sans intermédiaire, à des milliers de kilomètres de distance, de zones habitées par le même genre, comme nous le voyons en Afrique centrale et en Asie tropicale pour les genres *Ammophilomima* et *Lagynogaster*. Convergence d'autant moins surprenante qu'elle s'exerce sur des formes déjà très spécialisées.

On me contestera peut-être que de pareilles choses puissent se passer chez des insectes non spécialisés. A cela, j'ai fort envie de répondre qu'il n'existe pas, à ma connaissance, d'insectes non spécialisés. Et qu'il importe grandement de savoir, avant de commencer, comment vivent les insectes dont on parle. Sinon, comment savoir s'ils sont, oui ou non, spécialisés ? Or, sait-on toujours comment vivent les insectes dont on parle ? Et, jusqu'à preuve du contraire, il me semble que le type « insecte », par la fantaisie même qu'il montre dans ses structures, trahit une spécialisation extrême dans la plupart des cas.

D'autre part, nous savons tous combien la notion d'espèce (et même de genre) est fragile et peu sûre ; et ici encore, quand on tente d'expliquer une répartition sur la foi des coupes systématiques, il faut bien savoir de quoi on parle.

Je disais tout à l'heure qu'on serait tenté de situer en Afrique centrale le « centre de dispersion » des *Leptogastrinæ* à cause du foisonnement structural exceptionnel qui caractérise cette zone. Je disais aussi qu'on essaierait d'expliquer la présence des genres *Ammophilomima* et *Lagynogaster* en Asie tropicale aussi bien qu'en Afrique par des hypothèses étrangères à la biologie. La présence de genres comme *Leptopteromyia* et *Eurhabdus* en Amérique tropicale semble ajouter à ces explications un surcroît d'intérêt en supposant une séparation par l'Océan Atlantique antérieure à la fragmentation hypothétique de l'une ou l'autre Lémurie.

Seulement, qui ne voit qu'il y a là une construction, une vue de l'esprit absolument stérile ? Pourquoi ne pas croire que le foisonnement structural de la faune africaine s'explique au contraire par une sorte d'enthousiasme évolutif postérieur à la dispersion déjà organisée du type commun ? Si nous examinons avec quelque attention les bases sur lesquelles reposent les voyages que l'on fait faire aux espèces zoologiques à telle époque géologique plutôt qu'à telle autre, nous restons confondus de leur fragilité, et de la facilité avec laquelle les interpolations les plus téméraires se dissimulent derrière des arguments d'autorité d'un dogmatisme insupportable. Ces hypothèses postulent trop d'adhésions a priori pour qu'on puisse raisonnablement leur accorder la foi qu'elles revendiquent. Par contre, le phénomène de convergence est attesté par de nombreux témoignages, même au sein de groupes extrêmement différents. Pourquoi ne se manifesterait-il pas de façon à expliquer maint cas de répartition discontinue ? On aperçoit

bien pourquoi les systématiciens font de la convergence un objet de suspicion, et le choix de caractères déterminants s'accompagne souvent chez eux de précautions destinées à neutraliser les rapprochements illusoires qu'elle semblerait autoriser. Cette attitude de méfiance, toute légitime qu'elle soit, a donné à la convergence une fâcheuse réputation, et les explications qui se réclament d'elle doivent s'attendre de ce fait à paraître suspectes. Mais reconnaissons aussi que les systématiciens ne sont pas à l'abri de la suspicion : la construction de systèmes de classification engendre également des habitudes de pensée qui font accueillir favorablement les hypothèses qui s'habillent d'un certain conceptualisme, je dirais même d'une certaine mythologie. Il faut se méfier de ce qu'on aime comme de ce qu'on hait.

Sans doute le recours à la convergence ne sera-t-il possible que dans des cas bien précis comme celui que nous étudions. Mais nous ne prétendons pas tout expliquer, ni créer des lois impérieuses ou des cadres ambitieux où il conviendrait d'enfourner comme dans un exigeant Moloch tous les phénomènes de répartition zoologique.

*
* *

Nous avons vu ce que devient, dans des conditions favorables, la répartition d'un groupe cosmopolite soumis à certaines conditions tendant à exalter sa vitalité.

Nous verrons maintenant, au contraire, une réaction au rebours de la précédente, une réaction d'inquiétude dans laquelle le type structural, au lieu de foisonner généreusement, s'uniformise dans un habitus qui respire la réserve et la réticence.

La sous-famille des *Trechinæ,* Coléoptères *Carabidæ,* est remarquable par les illustrations qu'elle présente de ce genre de réaction. Elle a déjà fourni matière à maints travaux de R. Jeannel (8), et connaît pour nous un regain d'intérêt grâce aux chasses africaines de notre compatriote N. Leleup, dont l'infatigable et intelligente activité est appelée à jeter des lumières nouvelles sur cette intéressante sous-famille (9).

(8) Notamment la très importante *Monographie des Trechinæ,* 1926. (L'Abeille, t. XXXII, n° 3, pp. 221-550.

(9) N. Leleup, 1952, *Réflexions sur l'origine probable de certains Arthropodes troglobies.* (Rev. de Zool. et Bot. afr., XLV, 3-4, pp. 210-221.)

Je ne veux cependant pas m'occuper cette fois des *Trechinæ* microphtalmes ou anophtalmes des forêts ombrophiles d'altitude, ni des réactions défensives présentées par des *Trechinæ* cavernicoles. J'ai l'intention d'examiner la répartition géographique d'une subdivision des *Trechinæ* : la tribu des *Aëpini*.

Cette tribu est composée d'espèces de petite taille (6 mm maximum chez *Kenodactylus* Broun, mais généralement 2,5-3,5 mm). Les individus se rencontrent tous sur les rivages maritimes, où ils mènent pour la plupart une existence submarine : recouverts par l'eau de mer à marée haute, ils se réfugient sous les pierres pour attendre la marée basse. Ces conditions très particulières ont obligé les *Aëpini* à évoluer dans le sens d'une dépigmentation générale, d'une modification de l'appareil respiratoire, dans l'acquisition enfin d'un faciès fort éloigné de l'ensemble des *Trechinæ*.

Pourquoi cette tribu est-elle si intéressante ? Voyons ce que nous révèle la répartition géographique des genres et des espèces :

1. *Kenodactylus Audouini* Guérin : Iles Falkland (Baie de la Soledad) ; Terre-de-Feu (Port-Famine, sur le Détroit de Magellan).

2. *Kenodactylus capito* Broun : Nouvelle-Zélande (I. Campbell).

3. *Aëpopsis Robini* Laboulbène : Irlande, Grande-Bretagne, France, Espagne, Tanger (à remarquer que les localités françaises et espagnoles sont toutes situées sur la côte atlantique).

4. *Temnostega antarctica* Enderlein : Archipel des Crozet.

5. *Temnostega rangitotoensis* Brookes : Nouvelle-Zélande.

6. *Thalassobius testaceus* Solier : Chili (San Carlos). A cet égard il est amusant de constater l'embarras des auteurs : C. Gay, à qui l'on doit l'indication de localité des espèces (types) du Muséum de Paris, donne « San Carlos, sous les pierres du bord de la mer ». Or, les atlas ne mentionnent aucun San Carlos au bord de la mer. C. Reed (10) suggère qu'il doit s'agir de San Carlos dans la province de Valdivia, et cette suggestion est

(10) 1874, Proc. Zool. Soc. London, p. 65.

reprise par JEANNEL (loc. cit., p. 462). Seulement, San Carlos, Valdivia est introuvable : il n'existe qu'un San Carlos loin de la mer, dans la province de Linarès. Celui dont il est question ici, c'est un golfe qui a été débaptisé depuis longtemps et s'appelle actuellement golfe de Choronadès. DARWIN en parle dans son « Voyage of the Beagle » où je l'ai découvert sous son ancien nom de « Baie de San Carlos » : c'est lui qui échancre le nord de l'île Chiloé.

7. *Aëpus marinus* STRÖM : Norvège, Irlande, Grande-Bretagne, France (Côte atlantique).

8. *Aëpus gallæcus* JEANNEL : Espagne (Galice).

9. *Aëpus gracilicornis* WOLLASTON Madère (San Vicente).

Dans cette revue des localités d'*Aëpini*, je n'ai pas détaillé celles de Grande-Bretagne et de France, qui sont nombreuses. Mais il convient de remarquer que ces insectes ne se rencontrent jamais sur des côtes sablonnneuses : jamais on n'en a trouvé sur les côtes allemandes, néerlandaises ou belges de la mer du Nord. On n'en trouve pas sur les rivages du Norfolk et du Suffolk, pas plus que le long du littoral des Landes. Mieux : je n'ai jamais vu faire état de cette prédilection pour les côtes rocheuses ; on s'est sans doute préoccupé déjà de la répartition des *Aëpini* — ce trait important n'est point relevé.

*
* *

On constatera, d'après ce qui précède, que nous sommes ici en présence d'un phénomène diamétralement opposé à ce que nous offraient les *Leptogastrinæ*. Chez ces Diptères, on assistait dans les régions intertropicales à une exubérance évolutive affectant quelques genres au sein d'un type structural commun. Ici, au contraire, on est en présence d'une évolution qu'on pourrait qualifier d'ascétique, se manifestant de part et d'autre des tropiques, dans des zones tempérées, et même tempérées froides. Ces formes ont l'air d'éviter les zones intertropicales et de rechercher particulièrement des côtes non seulement rocheuses, mais aussi affectées de marées à grand développement. Comment n'être pas tenté à nouveau de signaler ici le rôle de la convergence, en n'oubliant pas que les *Trechinæ*

sont généreusement répandus dans le monde ? Pourquoi ne pas se dire qu'un groupe aussi enclin aux adaptations à des milieux spéciaux (anophtalmes, cavernicoles, etc.) doit être tout disposé à montrer des adaptations extrêmement convergentes dans des milieux aussi exigeants que ceux où nous les voyons ?

J'ai dit que la convergence éveillait la suspicion des systématiciens. Voici ce que dit JEANNEL au sujet de cette répartition (11) :

« La distribution actuelle des *Aëpini* est particulièrement » remarquable. On les trouve en effet répartis d'une part sur » les côtes antarctiques et pacifiques de l'Amérique du Sud, » aux îles Crozet, dans les mers antarctiques au sud de l'Océan » Indien, d'autre part sur les côtes atlantiques d'Europe et » du nord de l'Afrique. Les affinités des deux groupes améri- » cain et européen sont même assez étroites pour qu'on puisse » rapprocher l'*Aëpopsis* européen de l'*Aëpomorphus* (12) antarc- » tique et les *Aëpus* du *Thalassobius* chilien.

» Cette façon dont quatre des genres constituant la tribu sont » apparentés empêche absolument d'admettre que *Aëpini* euro- » péens et *Aëpini* sud-américains soient deux lignées distinctes » se ressemblant par convergence du fait du même habitat sub- » marin. Il est clair qu'il ne s'agit que d'une » seule lignée bien homogène, dont le centre » de dispersion s'est trouvé dans le sud du » continent américain. Ce sont en effet les genres » de cette contrée qui se montrent les plus archaïques et d'autre » part semblent bien être dérivés d'une source commune avec » les *Homaloderini*. Au contraire, en Europe, les *Aëpus* et » *Aëpopsis* sont tout à fait isolés et les quelques ressemblances » que présentent les premiers avec les *Perileptus* ne peuvent » pas être tenues pour autre chose que de vagues convergences. »

On voit bien que l'idée de convergence est antipathique aux systématiciens, mais ce qu'on ne voit pas si bien, c'est pourquoi ces parentés empêchent absolument de croire non pas qu'*Aëpini* européens et *Aëpini* sud-américains soient deux lignées distinctes (ce dont nous n'avons pas grand souci), mais que toutes ces formes submarines se ressemblent par convergence. Je veux dire qu'il est évident

(11) *Loc. cit.*, p. 442.
(12) Aujourd'hui *Kenodactylus* BROUN.

qu'un membre de la tribu des *Aëpini* ressemble à un autre membre de la tribu des *Aëpini* plus qu'à aucun autre des *Trechinæ* restés semblables au type normal. Si JEANNEL veut démontrer (et c'est cela qu'il veut démontrer) que tous ces *Aëpini* sont issus d'une forme ancestrale commune qui a peuplé un seul point du monde pour ensuite essaimer dans les habitats actuels, c'est qu'il est encore une fois victime de cette notion aussi stérile qu'impérieuse de « centre de dispersion ». Il faut que les *Aëpus* et *Aëpopsis* européens soient *isolés* en Europe, sans avoir à leur portée leurs galeries d'ancêtres, comme les espèces australes : celles-ci doivent dès lors descendre des *Homaloderini;* quant aux espèces européennes, leurs ressemblances avec tel groupe du stock commun, par exemple les *Perileptus,* ce sont de « vagues convergences ».

Soit. Voyons donc comment il se fait que ces espèces aient émigré de la Terre de Feu à la Norvège en passant par les zones intertropicales contre lesquelles elles manifestent actuellement une étrange exclusive.

Ce n'est tout de même pas peu de chose que de traverser l'équateur et les deux tropiques, surtout quand on ne supporte ni les climats tropicaux ni les côtes non rocheuses. Pour tout dire, un voyage aussi formidable n'a jamais dû être très goûté par des espèces manifestement casanières, aussi liées à leur biotope spécial que les *Aëpini.*

Heureusement, ce voyage s'est fait le long de côtes imaginaires : JEANNEL a trouvé dans l'*Archelenis* de VON IHERING tout ce qu'il fallait pour assurer aux *Aëpini* un passage commode d'un hémisphère dans l'autre. Cette *Archelenis,* dont on n'est pas sûr du tout qu'elle ait existé, est précisément pour cette raison un pays de Cocagne où toutes les raisons (connues et inconnues) qui empêchent les *Aëpini* de se trouver là où ils ne sont pas, où toutes ces raisons, dis-je, sont supprimées comme par enchantement.

*
* *

L'*Archelenis* est donc arrivée à point nommé pour permettre aux *Aëpini* de la Terre de Feu d'arriver sains et saufs en Norvège.

Seulement, cette construction s'est réalisée en 1926. Un peu plus tard, on signalait deux espèces de Nouvelle-Zélande :

Kenodactylus capito Broun et *Temnostega rangitotoensis* Brookes. Comment faire rentrer ces deux brebis égarées dans le troupeau cheminant docilement sur les rivages de l'*Archelenis* ? Et voilà où apparaît le caractère stérile de ces architectures : après avoir établi péremptoirement tout ce que nous venons de voir, l'architecte oublie son œuvre et, devant ces deux espèces mutines, il ne sera plus jamais question d'*Archelenis*. Personne ne s'en plaindra, mais il est étrange que des continents qui disparaissent et reparaissent avec une telle facilité puissent exercer sur l'esprit de gens sérieux une fascination aussi inexplicable. Cette dispersion des *Aëpini*, démontrée en 1926 d'une façon incontestable, n'est pas répudiée en 1940 (« Résultats scientifiques de l'expédition française dans l'Antarctique ») ; on ne la désavoue pas davantage dans la « Genèse des Faunes terrestres » (1943). Mais dans ce dernier travail (p. 204), on a trouvé qu'il fallait tenir compte des deux espèces néo-zélandaises. Et pour cela, il faut faire appel à la Paléantarctide, création tout aussi poétique que l'*Archelenis*. Voici où cela nous mène (p. 205) :

« Cette distribution actuelle des *Aëpini* est assez extraordi-
» naire et par bien des points énigmatique.

» En ce qui concerne les genres australx, il suffit de jeter
» un coup d'œil sur la reconstitution des continents au Juras-
» sique (pl. III) pour constater que *Kenodactylus* a dû se
» distribuer sur les rivages pacifiques de la Paléarctantide et
» *Temnostega*, au contraire, sur les rivages atlantiques. Mais
» la migration des *Aëpopsis* et *Aëpus* vers le nord est plus
» difficile à expliquer.

» Peut-être, déjà halophiles et littoraux au Jurassique, ces
» Tréchides ont-ils suivi de proche en proche les rivages de la
» mer Andine et de la Mésogée qui les ont ainsi conduits presque
» jusque dans le sud du Maroc. La formation d'un bras de
» mer sur la Patagonie au Jurassique (pl. III) a pu isoler
» *Thalassobius* sur les côtes de l'Archiplata, où il se trouve
» encore, à Valdivia. Quant aux *Aëpopsis* et *Aëpus*, les vicissi-
» tudes géographiques du Tertiaire leur ont laissé franchir la
» Méditerranée et atteindre l'Europe.

» En présence de l'absence totale, confirmée, de tout *Aëpus*
» sur les rivages de l'Atlantique à l'exception de ceux de
» l'Europe, on peut encore supposer que la spécialisation pro-

» gressive de ces espèces submarines les ait peu à peu concen-
» trées dans des eaux relativement froides.

» On pourrait encore chercher une explication de la disper-
» sion étrange des *Aëpini* en invoquant un transport passif de
» ces espèces submarines par les courants. Mais rien ne permet
» d'asseoir une telle hypothèse. »

Dans ce texte, il y a deux phrases valables : la première et la dernière. Nous n'avions rien gagné à susciter une *Archelenis;* nous n'avons pas gagné davantage à évoquer une Paléantarctide. Qu'on prenne garde à ce que je dis : ces Néphélococcygies historico-zoologiques ont de dangereux prestiges, et ceux que passionnent les problèmes de zoogéographie feront bien de prendre les précautions d'Ulysse quand ils aborderont ces parages ensorceleurs. Pour en revenir à un ton plus sérieux, je prétends encore une fois que des constructions de ce genre sont stériles et dangereuses, que cela revient, comme P. Basilewsky me reproche de le dire (13) à « engager l'entomogéographie dans des voies incapables de mener à quoi que ce soit de fécond ».

*
* *

(13) 1951, *Sur le genre Atrotus* Péringuey *et quelques considérations sur le peuplement entomologique des hautes montagnes de l'Afrique.* (Ann. de la Société royale de Zoologie de Belgique, t. LXXXII, p. 18.)

Note de l'auteur : P. Basilewsky trouve remarquable que les théories zoogéographiques de Jeannel aient reçu une éclatante démonstration par les récentes découvertes de N. Leleup dans les montagnes d'Afrique centrale. Ce ne sont pas ces théories zoogéographiques qui ont reçu une éclatante démonstration, c'est le fait que Jeannel est un grand zoologiste. Il y avait d'autres raisons pour qu'il arrivât à ces conclusions qui enchantent légitimement Basilewsky. J'espère pouvoir revenir sur cette question sous peu

Je sais mieux que personne ce que nous devons à des hommes comme le Professeur Jeannel, et j'ai la plus profonde sympathie pour P. Basilewsky et la plus grande estime pour ses travaux. Je n'en éprouve que plus d'amertume à les voir sous le charme d'un rituel pseudo-scientifique dont je m'attache à dénoncer la trompeuse liturgie. *Amicus Plato, sed magis amica veritas.* Je ne suis d'ailleurs pas seul de cet avis : cf. entre autres Darlington Jr., 1949, *Beetles and Continents.* (The Quarterly Review of Biology, vol. 24, n° 4, pp. 342-345.)

Concluons. Il me paraît que dans le cas des *Aëpini* comme pour les *Leptogastrinæ* cette répartition est le résultat d'une convergence dictée par les influences visibles et invisibles du milieu. Je dis aussi « invisibles », car il est bien évident qu'à côté d'éléments contrôlables, ou qui s'imposent à notre connaissance, il en est une foule d'autres qui s'enchevêtrent de façon à nous masquer la raison des choses. C'est pourquoi les théories zoogéographiques ne peuvent encore prétendre à des certitudes ou même à des vraisemblances telles qu'on veut nous les faire. C'est aussi pourquoi l'étude des biocénoses, des associations végétales et animales doivent être approfondies sans relâche. Les patientes études sur un milieu limité dans l'espace doivent nous aider à élaborer des lois régissant la géographie des espèces. La botanique est allée beaucoup plus loin que la zoologie dans ce domaine, mais la science n'est pas si pressée qu'on doive brûler les étapes et interpoler en tirant sur la vérité (en latin *sollicitare*, comme on « sollicite » un texte). On a vu dans quel mépris est tenu l'élément « biotope » dans les explications données pour la répartition des *Aëpini*, alors que cet élément avait en l'occurrence une importance primordiale, une importance d'élection. On est prêt à bouleverser plusieurs fois la surface du monde, mais on ne note même pas que ces insectes ne se trouvent jamais sur des côtes sablonneuses, ni sur des rivages sans marées. Qui sait si leur présence n'est pas liée à celle de certains autres organismes végétaux ou animaux, de courants côtiers (p. ex. le Gulf Stream en Europe du nord-ouest) ou d'équilibres biologiques dont nous n'avons aucune idée ?

La paléogéographie est une discipline passionnante, mais elle est affaire de spécialistes : il n'est pas bon qu'elle soit compromise et encombrée par des bonnes volontés intempestives. Il naît de ces interférences des impasses regrettables et personne n'a, en fin de compte, à s'en féliciter. Peut-être viendra-t-il un jour où, suffisamment informée par les recherches des écologistes, la zoogéographie pourra adopter une attitude historique, comme il semble que la phytogéographie puisse déjà envisager de le faire. Nous croyons en tout cas que ce jour est encore bien éloigné.

Institut royal des Sciences naturelles de Belgique.

Ad. Goemaere, Imprimeur du Roi, 21, rue de la Limite, Bruxelles